

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET ÉCOLOGIE COMPARÉE DES FALCONIFORMES DE FORÊTS TROPICALES SUR TROIS CONTINENTS

Jean-Marc THOLLAY

Laboratoire de Zoologie, Ecole normale supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 PARIS Cedex 05.

SUMMARY

Three main trends are shown among the population of diurnal birds of prey occupying lowland rain forest:

1. Species richness in neotropical forests is on average 2,5 times higher than in South east asian and 2,7 times higher in than african forests.
2. In America, Africa and Asia, the number of sympatric species increases by about 50 % from northern tropical to equatorial rain forests.
3. On the islands, even on the largest and least isolated ones, species diversity of forest raptors is 20 to 50 % lower than on the continent in the Old World, and up to 5-6 times poorer in the neotropics.

Several neotropical raptors have ecological adaptations that are not found among Old World species: forest vultures, aerial insectivorous kites, bird hunting falcons and snail specialists. On the other hand, there are no fishing raptors on the american forest rivers. Other food niches are occupied on the three continents by one or several species: predators of terrestrial or tree dwelling vertebrates, still hunting insectivores in the canopy, snake or bees' nests specialists.

Some morphological or behavioural adaptations of tropical forest raptors are suggested. The ecological structure of birds of prey communities is rather similar from one continent to other: 8 to 18 % of the species are generalists, 50 to 62 % semi-specialists and 25 to 41 % superspecialists, the latter being more numerous toward the equator.

Nous comparerons le peuplement de rapaces diurnes (*Accipiter* + *Falconidae*) des forêts tropicales humides de basse altitude («lowland rain forests») en Amérique tropicale, Afrique et Asie du Sud-est. En dépit d'une composition floristique différente d'un continent à l'autre (par exemple, la dominance des Diptérocarpacées en Asie ou des Légumineuses et palmiers dans le Nouveau Monde) et d'une grande variabilité entre les régions, ces forêts présentent globalement une remarquable uniformité d'aspect (structure, densité, stratification, hauteur, stades de régénération, microclimat) au point qu'un non-botaniste placé brusquement dans l'une d'elles serait souvent incapable de dire sur quel continent il se trouve. Le nombre d'espèces d'arbres de plus de 10 cm de diamètre par 10 ha est minimum en Afrique (100-150), intermédiaire en Amérique du Sud (150-200) et maximum en Asie (200-300), la richesse spécifique totale variant de 600 espèces en Côte d'Ivoire à plus de 3000 à Bornéo (LEBRUN, 1960; RICHARDS, 1952; UNESCO, 1979).

I. — MÉTHODES ET SITES D'ÉTUDES

Chaque liste d'espèces (tableau 1) est le résultat de prospections à pied sur des surfaces de 400 à 800 km² de forêt primaire pendant 1 à 5 mois (1967 à 1982), les rapaces étant repérés soit en sous-bois, soit en lisière ou

au-dessus de la forêt lors de longues périodes d'observation dans des trouées, en bordure de rivières ou sur des dômes rocheux émergents. L'inventaire de chaque localité ou groupe de stations est comparé aux données de la littérature (titres marqués d'un astérisque dans la bibliographie). Seule la forêt à *Shorea* du Bas-Népal n'est pas une «rain forest» mais une forêt de mousson semidécidue. Bornéo a été placée dans le gradient continental en raison de sa surface (736 000 km²) et de son avifaune semblable à celle du continent voisin.

L'avifaune des cinq pays non étudiés a été déterminée d'après les guides régionaux et les synthèses générales (deux astérisques dans la bibliographie). Seules les espèces exclusivement ou en partie d'origine forestière (d'après AMADON 1973, BROWN et AMADON 1968 et expérience personnelle) ont été retenues, à l'exclusion des espèces de lisières et des migrateurs non nicheurs dans ce type de milieu. Les indications d'abondance relatives, trop aléatoires en forêt dense, ont dû être abandonnées.

TABLEAU I. — Composition du peuplement de Falconiformes dans différentes forêts tropicales humides, de leur limite nord à l'équateur et sur les grandes îles, sur les trois continents.

Les espèces marquées d'un astérisque sont propres aux lisières, trouées et bords de rivières.

TABLEAU I. — A. Amérique tropicale

	Cuba 20-21° N	S. Mexique 16-17° N	Panama 9° N	Guyane 4-5° N	E. Equateur 1° S
<i>Sarcophagus papa</i>		+	+	+	+
<i>Cathartes aura</i>	+		+	(+)	(+)
<i>Cathartes melambrotus</i>					+
<i>Leptodon cayanensis</i>		+	+	+	+
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Elaenoides forficatus</i>		+	+	+	+
<i>Harpagus bidentatus</i>		+	+	+	+
<i>Harpagus diodon</i>				+	
<i>Ictinia plumbea</i>		+	+	+	+
<i>Accipiter poliogaster</i>					+
<i>Accipiter striatus</i>	+				
<i>Accipiter superciliosus</i>			+	+	+
<i>Accipiter bicolor</i>		+	+	+	+
<i>Accipiter gundlachi</i>	+				
<i>Geranoospiza coerulescens*</i>		+	+	+	+
<i>Leucopternis schistacea</i>					+
<i>Leucopternis melanops</i>				+	+
<i>Leucopternis semiplumbea</i>			+		+
<i>Leucopternis albicollis</i>			+		+
<i>Asturina nitida*</i>		+	+	+	+
<i>Buteogallus urubitinga*</i>		+	+	+	+
<i>Harpyhaliaetus solitarius</i>		+	+	+	+
<i>Buteo platypterus</i>					+
<i>Morphnus guianensis</i>	+				
<i>Morphnus harpyja</i>			+	+	+
<i>Spizaetus melanoleucus</i>		+	+	+	+
<i>Spizaetus tyrannus</i>		+	+	+	+
<i>Spizaetus ornatus</i>		+	+	+	+
<i>Daptrius ater</i>			+	+	+
<i>Daptrius americanus</i>		+	+	+	+
<i>Micrastrur ruficollis</i>		+	+	+	+
<i>Micrastrur gilvicolis</i>				+	+
<i>Micrastrur mirandollei</i>			+	+	+
<i>Micrastrur semitorquatus</i>		+	+	+	+
<i>Micrastrur buckleyi</i>		+	+	+	+
<i>Falco rufigularis*</i>		+	+	+	+
<i>Falco deiroleucus</i>		+	+	+	+
Nombre d'espèces	5	22	26	30	33

A. Amérique: Sud Mexique (Selva Lacandona) et NE Guatemala (Tikal) — Guyane française (Cayenne, Régina, Saül) et Surinam (réserves de Voltzberg et Brownsberg) — Autres localités d'après littérature.

II. — DIVERSITÉS SPÉCIFIQUES

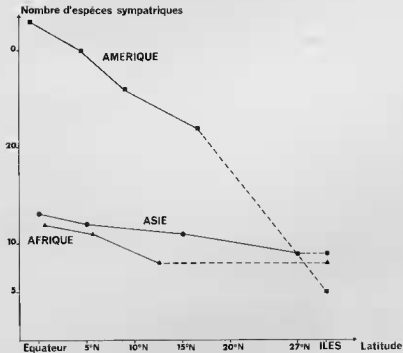
Il ressort des résultats (tableau 1 et figure 1) que :

1— Les forêts néotropicales sont respectivement 2,5 et 2,7 fois plus riches que leurs homologues indomalaises et africaines.

2— Sur les trois continents, le nombre d'espèces sympatriques diminue de 45 à 50 % du tropique à l'équateur (sur 12 à 16 degrés de latitude en fait).

3— Les forêts des îles, même grandes et peu isolées, sont 20 à 50 % plus pauvres que celles du continent voisin dans l'Ancien Monde et jusqu'à cinq fois plus pauvres dans les Caraïbes.

Fig. 1— Diversité spécifique des peuplements de Falconiformes dans les forêts tropicales humides de basse altitude sur trois continents, de l'équateur à leur limite nord et aux grandes îles.



L'ensemble des forêts néotropicales continentales abrite 40 espèces de rapaces diurnes, contre 12 en Afrique (sur une surface moitié moindre) et 50 en Asie (de l'Inde à la Nouvelle Guinée) grâce à la multiplication des formes insulaires. De semblables différences existent au niveau des avifaunes tout entières (KEAST, 1972). Par comparaison les forêts tempérées, plus comparables d'un continent à l'autre, ont 2-3 fois moins d'espèces dans l'Ancien Monde et 5-6 fois moins en Amérique.

L'augmentation de la richesse spécifique des latitudes extrêmes vers les zones intertropicales est classique, mais elle a été rarement soulignée à l'intérieur même de ces dernières et d'un même biome. Bon nombre de théories ont tenté de l'expliquer (cf. RICKLEFS, 1980) : stabilité historique des milieux tropicaux, taux de spéciation plus élevés (sédentarité, donc isolation des populations, grande productivité), taux d'extinction et de compétition interspécifique plus faibles (ressources abondantes, hétérogénéité spatiale, fluctuations saisonnières réduites, forte prédation). Certes, il semble que l'amplitude des fluctuations saisonnières diminue du tropique à l'équateur tandis que la richesse floristique et faunistique augmente et diffère d'un continent à l'autre. En conséquence, la structure de la végétation, l'abondance et la diversité des ressources alimentaires,

TABLEAU I. — B. Afrique occidentale et Madagascar

	Madagascar 15°S	S.Sénégal 12°30 N	S. Côte d'Ivoire 5°30 N	NE. Gabon 0°30-1°N
<i>Aviceda cuculoides</i>		+	+	+
<i>Aviceda madagascariensis</i>	+			
<i>Machaerhanohus alcinus*</i>	+	+	-	+
<i>Gypohierax angolensis*</i>		+	-	-
<i>Bryotriorchis spectabilis</i>			+	-
<i>Eutriorchis astur</i>	+			
<i>Polyboroides typus*</i>		+	+	+
<i>Polyboroides radiatus*</i>	+			
<i>Accipiter tachiro</i>		+	+	+
<i>Accipiter castanilius</i>				+
<i>Accipiter francesii</i>	+			
<i>Accipiter erythropus</i>		+	+	+
<i>Accipiter melanoleucus</i>		+	+	+
<i>Accipiter henstii</i>	+			
<i>Urotriorchis macrourus</i>			+	+
<i>Buteo brachypterus</i>	+			
<i>Spizaetus africanus</i>			+	+
<i>Stephanoaetus coronatus</i>		+	+	+
<i>Falco zoniventris</i>	+			
Nombre d'espèces	8	8	14	12

B. Afrique occidentale: Sud Sénégal (Parc de Basse Casamance), Sud Côte d'Ivoire (Parc de Taï), Nord-est Gabon (Makokou, Béléga) — Madagascar: Périnet, Maroansetra, péninsule de Masoala.

voire la pression de prédation ou de compétition interspécifique¹ pourraient varier selon les blocs forestiers. Rien n'indique cependant que ces variations soient assez importantes pour être la cause première des différences observées ni que des taux de spéciation distincts aient une base génétique (MAYR, 1969).

Les facteurs historiques sont aujourd'hui jugés au moins aussi importants (SIMBERLOFF et CONNOR, 1981) que la compétition interspécifique (DIAMOND, 1975) pour expliquer l'organisation des communautés. La réduction et le morcellement des forêts tropicales pendant les périodes sèches du Quaternaire (moins graves en Indo-Malaisie) sont en bonne partie responsables des richesses spécifiques actuelles. Il y eut alors jusqu'à huit refuges (centres de spéciation) dans le bassin amazonien contre deux au Congo (HAFFER, 1974; VANZOLINI, 1973), tous en zone périéquatoriale. La recolonisation centrifuge lors de l'extension des forêts peut expliquer la diminution de la richesse spécifique quand on s'éloigne de l'équateur.

¹ On a dit que la faune mammalienne plus riche en Afrique entrerait en compétition avec les oiseaux et les remplacerait partiellement. En fait le nombre d'espèces forestières au moins en partie carnivores est comparable entre l'Amérique — 14 à 24 du Sud-Mexique au Surinam, et l'Afrique — 18 à 24 de Côte d'Ivoire au Gabon (ALVAREZ DEL TORO, 1977; HUSSON, 1978; THIOLLAY, inéd et ANON, 1980).

Du nord au sud, la composition de la population ne se renouvelle pas: les espèces présentes en limite nord des blocs forestiers s'étendent jusqu'à l'équateur (sauf 2 en Asie remplacées par des formes proches). Presque toutes les espèces qui s'ajoutent appartiennent à des genres nouveaux dans l'Ancien Monde mais non en Amérique où le nombre des genres augmente de 5 %, et celui des espèces de 50 %. L'enrichissement des avifaunes vers l'équateur implique non seulement le nombre d'espèces mais aussi leur abondance. Beaucoup d'espèces, rares en limite nord de leur aire (Mexique, Casamance, Népal), deviennent nettement plus communes et répandues au sud (*Ictinia*, *Elanoides*, *Daptrius*, *Dryotriorchis*, *Accipiter melanoleucus*, etc...).

Quelques migrateurs de régions tempérées hivernent dans la zone forestière équatoriale (*Buteo platypterus*, *Pernis ptilorhynchus*, *Falco subbuteo*, *Accipiter gularis*, *A. soloensis*, etc...). Les populations les plus septentrionales d'un petit nombre d'espèces tropicales viennent hiverner jusqu'en zone équatoriale (*Aviceda leuphotes*) où elles peuvent se mélanger aux nicheurs locaux (*Elanoides forficatus*, *Ictinia plumbea*).

Parmi les grandes îles, les Caraïbes (cf. Cuba, tableau 1) bien qu'assez peu éloignées du riche continent américain, sont les plus pauvres en espèces. Seules Trinidad et Tobago, plus au sud et très proches du Venezuela, ont une faune moins appauvrie. Sri Lanka, grâce à sa proximité du continent et à sa récente séparation, a le même peuplement forestier que l'Inde méridionale, tout comme les grandes îles de la Sonde qui étaient rattachées à la Malaisie jusqu'à la dernière glaciation. Madagascar, isolée de l'Afrique depuis 20 millions d'années, a une avifaune forestière relativement riche presque uniquement formée d'endémiques (THOLLAY et MEYBURG, 1981).

TABLEAU I. — C. Sud-est asiatique

	Sri Lanka 7°N	S.Népal 27°N	Thaïlande 15°N	Malaisie 5°N	Borneo 2-4°N
<i>Aviceda jerdoni</i>	+		+		+
<i>Pernis ptilorhynchus</i>	+	+	+	+	+
<i>Machaezhamphus alcinus*</i>				+	+
<i>Ichthyophaga humilis*</i>		+	+	+	+
<i>Spilornis cheela</i>	+	+	+	+	+
<i>Accipiter trivirgatus</i>	+	+	-	+	+
<i>Accipiter virgatus</i>	+	+	+	(+)	(+)
<i>Ictinaetus malayensis</i>	+	+	+	+	+
<i>Hieroaetus kienerii</i>	+	(+)	+	+	+
<i>Spizaetus circhatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Spizaetus nipalensis</i>	+	+	+		
<i>Spizaetus alboniger</i>				+	+
<i>Spizaetus nanus</i>				+	+
<i>Microhierax caeruleus*</i>		+	+		
<i>Microhierax fringillarius*</i> (or <i>laticornis</i>)				+	+
Nombre d'espèces	9	10	11	12	13

C. Sud-est asiatique: Sud Népal (Parc de Chitwan), Malaisie (Parc de Taman Negara), Nord Bornéo (réserves de Bako, Niah, Lambir Hills, Gomantong).

III. — NICHES ÉCOLOGIQUES

Il n'est pas encore possible d'analyser l'organisation des communautés de rapaces en forêts tropicales, la densité relative des espèces étant difficile à évaluer et leur écologie étant mal connue. Nous pouvons seulement tracer les grandes lignes de leurs niches alimentaires et les classer en catégories dont l'existence et la composition peuvent être comparées entre latitudes et continents. A ce niveau déjà on remarque, à côté d'adaptations convergentes dues à de semblables pressions évolutives, des différences importantes d'origine probablement historique.

1) Les *Vautours* vraiment forestiers (*Cathartidae*) n'ont évolué qu'en Amérique: Vautour pape, *Sarcophamphus papa*, dans toute la zone forestière et Grand Catharte, *Cathartes melambrotus*, en Amérique du Sud. Là où ce dernier est absent l'Aura, *Cathartes aura* et/ou plus rarement le Catharte à tête jaune, *C. burrovianus*, habituellement liés aux milieux ouverts, le remplacent, ce qui suggère une compétition interspécifique et une adaptation commune à la détection des cadavres en sous-bois. Le Vautour palmiste, *Gypohierax angolensis*, occasionnellement charognard, est lié aux abords des cours d'eau dans les massifs de forêt primaire en Afrique et le Vautour royal asiatique, *Sarcogyps calvus*, inféodé aux milieux ouverts et aux forêts sèches, est exceptionnel au-dessus de la grande forêt humide.

2) Les *prédateurs de vertébrés terrestres ou arboricoles* représentent le groupe le plus important (tableau 2) avec un large éventail de tailles (120 à 5000 g) permettant une division des niches non seulement entre espèces mais aussi entre sexes (dimorphisme sexuel). On trouve dans cette catégorie environ deux fois plus d'espèces en Amérique que dans l'Ancien Monde, surtout à cause des Falconidés forestiers (*Micrastur*) propres à ce continent. Du tropique à l'équateur, la richesse spécifique de ce groupe augmente de 50 à 75 % par addition d'espèces de taille moyenne dans l'Ancien Monde et de petite taille en Amérique.

3) *Chasseurs lents de la canopée*, surtout insectivores: Bazas (*Aviceda*) dans l'Ancien Monde, Milan de Cayenne, *Leptodon cayanensis*, et Caracara noir, *Daptrius ater*, en Amérique. Surtout si on y ajoute les non rapaces (Coucous, Trogons, Motmots, etc...), cette guilda est à peu près aussi riche sur tous les continents.

4) *Les chasseurs à l'affût* d'un arbre mort dominant la canopée où ils capturent surtout des insectes et des lézards sont représentés en Asie par les Fauconnets (*Microhierax*) et à Madagascar par le Faucon à ventre rayé, *Falco zoniventris*. En Amérique, le Milan bidenté, *Harpagus bidentatus*, chasse de la même façon mais se tient aussi dans le sous-bois: aucune espèce n'a un tel comportement en Afrique.

5) Chaque continent possède au moins un *spécialiste de nids de guêpes*: la Bondrée orientale, *Pernis ptilorhynchus*, en Asie (populations résidentes et migratrices), la Bondrée apivore, *Pernis apivorus*, en Afrique (nicheur paléarctique présent de septembre à mai) et le Caracara à ventre blanc, *Daptrius americanus* (+ *Leptodon cayanensis*) en Amérique.

6) Le Naucler américain, *Elanoides forficatus*, et le Milan bleuâtre, *Ictinia plumbea*, sont des *insectivores grégaires chassant en vol au-dessus de la forêt*, propres à l'Amérique et sans contrepartie dans les forêts de l'Ancien Monde.

7) *Les chasseurs rapides d'oiseaux et de chauves-souris* dans les trouées forestières sont répandus partout, mais dans l'Ancien Monde la Buse des chauves-souris, *Macheirhamphus alcinus*, est uniquement crépusculaire, tandis qu'en Amérique, le petit Faucon des chauves-souris, *Falco rufigularis*, plus insectivore, ne l'est que partiellement et le Faucon orangé, *Falco deiroleucus*, spécialiste d'oiseaux plus gros, ne l'est qu'occasionnellement.

8) Tous les forêts tropicales ont leur(s) *prédateur(s) de reptiles*: Serpenteira bacha, *Spilornis cheela*, en Asie, Serpenteira du Congo, *Dryotriorchis spectabilis*, en Afrique, S. de Madagascar, *Eutriorchis astur*, dans cette île, mais 1 à 4 espèces sympatriques de *Leucopternis* en Amérique (où les serpents, au moins de jour, paraissent plus nombreux).

9) Le seul *spécialiste d'escargots terrestres*, le Milan bec en croc, *Chondrohierax uncinatus*, est américain.

10) Les serpenteaux gymnogène et rayé, *Polyboroides typus* et *radiatus*, en Afrique et à Madagascar et le Serpenteau ardoisé, *Geranoospiza caerulescens*, en Amérique sont des chasseurs de petites proies arboricoles et des pilliers de nids qui explorent les couronnes des arbres et fouillent les cavités grâce à leurs adaptations (cf. ci-dessous). Sur Hispaniola, la Buse de Ridgway, *Buteo ridgwayi*, a certains de leurs comportements (WILEY et WILEY, 1981). Ils n'ont pas d'équivalent asiatique.

11) Contrairement à l'Ancien Monde, il n'y a aucun rapace piscivore, ni diurne, ni nocturne sur les rivières forestières américaines où l'on trouve seulement le Balbuzard, *Paudion haliaetus*, nicheur paléarctique hivernant comme dans les forêts asiatiques ou africaines. Cette absence inexplicable n'est pas compensée par une plus grande abondance des martins pêcheurs, anhingas ou hérons, ni même des loutres, crocodiles ou autres piscivores. Seule la Buse, *Buteogallus wubitinga*, est inféodée souvent aux bords des cours d'eau mais ne se nourrit qu'exceptionnellement de poissons².

Parmi d'autres tendances fréquentes et caractéristiques des rapaces de forêts tropicales (mais intéressantes des espèces déjà citées), on doit mentionner :

— la *frugivorie* occasionnelle même parmi des chasseurs aériens comme *Elanoides* (BUSBIRK et LECHNER, 1978). Pour certains (BROWN et AMADON, 1968; THIOLLAY, 1978), les fruits de Palmiers sont une nourriture régulière (*Daptrius ater*, *Polyboroides typus*) ou essentielle (*Gypohierax*);

— le *pillage des nids d'oiseaux*: beaucoup d'espèces s'y livrent occasionnellement mais *Elanoides*, *Daptrius* et *Polyboroides* doivent encore être cités spécialement. L'Aigle noir asiatique, *Ichinaetus malayensis*, est cependant le seul vraiment spécialisé sur ce type de ressources.

Le long du gradient de latitudes décroissantes, les nouvelles espèces qui enrichissent les communautés sont plus des spécialistes que des généralistes, des espèces hautement évoluées de sous-bois denses et humides qui, en raison d'une moindre tolérance, n'ont pas pu s'étendre aussi loin que les espèces plus adaptables. Enfin la diversité spécifique plus élevée des forêts néotropicales se réalise à la fois par le partage d'un même type de fonction écologique entre plusieurs espèces et l'occupation de niches inconnues dans l'Ancien Monde. Cet

TABLEAU II. — Richesses spécifiques extrêmes de la guildes des prédateurs actifs de vertébrés dans les forêts tropicales humides des trois continents.

	ASIE	AFRIQUE	AMERIQUE
Petites espèces (< 400 g)	<i>Accipiter virgatus</i>	2 - 3 <i>Accipiter</i>	1 - 3 <i>Accipiter</i> 1 - 4 <i>Microastur</i>
Espèces de taille moyenne (400 - 900 g)	<i>Accipiter trivirgatus</i>	<i>Accipiter melanoleucus</i> <i>Urotriorchis escrourus</i>	<i>Microastur semitorquatus</i> <i>Spizastur melanoleucus</i>
Petites sigles (900 - 1.600 g)	1 - 3 <i>Spizastur</i> <i>Hierastur kinnearii</i>	<i>Spizastur africanus</i>	2 <i>Spirantus</i> <i>Morphnus guianensis</i>
Gros sigles (2.500 - 5.000 g)	<i>Spizastur nipalensis</i>	<i>Stephanoetus</i>	<i>Herpyhalisatus solitarius</i> <i>Herpis herpyja</i>
Nombre total d'espèces	4 - 6	4 - 7	6 - 14

² Les rapaces pêcheurs forestiers sont en Afrique *Gypohierax angolensis* (et *Scotopelia*) et en Asie *Ichthyophaga nana* (et *Ketupa*).

accroissement du nombre des espèces de rapaces n'est pas dû, semble-t-il, à des niches laissées vacantes par une communauté appauvrie puisque la plupart des groupes de reptiles et d'oiseaux sont aussi plus diversifiés en Amérique qu'en Afrique par exemple et que les mammifères au moins partiellement carnivores sont à peu près aussi nombreux. Le développement des *Falconidae* dans les forêts néotropicales est particulièrement remarquable: jusqu'à neuf espèces sympatriques en Amazonie contre une seule en Asie et aucune en Afrique.

IV. — QUELQUES ADAPTATIONS DES RAPACES DES FORÊTS DENSES HUMIDES

Nous ne mentionnerons que les adaptations convergentes d'un continent à l'autre et différentes de celles des espèces forestières de pays tempérés.

Morphologie

La longue queue et les courtes ailes arrondies, typiques des rapaces forestiers, peuvent être si exagérées chez certaines espèces (*Dryotriorchis*, *Urotriorchis*, *Micrastur semitorquatus*) qu'elles sont incapables de planer au-dessus de la forêt et que les parades sexuelles ou territoriales deviennent essentiellement vocales. Le développement des yeux (*Dryotriorchis*) et des orifices auditifs (*Micrastur*) est à relier à la faible luminosité et à l'importance relative de l'ouïe. Les longs tarsi nus sont fréquents (captures dans la végétation). Combinés à un pouce court, une articulation tibiotarsale mobile en tous sens (cas unique pour les oiseaux) et une face nue (BURTON, 1978; COOPER, 1980), ils permettent à *Polyboroides* et *Geranoospiza* de fouiller les épiphytes, trous d'arbres et nids fermés (cas étonnant d'évolution convergente sur deux continents différents). De très larges ailes aux rémiges digitées et une longue queue donnent à *Ictinaetus* et à *Polyboroides* un très grand rapport surface/poids leur permettant de glisser lentement au ras des arbres pour repérer notamment les nids d'oiseaux si difficiles à voir. Le Naucaler américain est également capable, dans le même but, de telles évolutions lentes autour des couronnes.

Dans les forêts néotropicales, 16 espèces de toutes tailles ont un plumage en grande partie blanc pur, spécialement les parties inférieures, contre 8 principalement noires ou barrées. Le rôle de cette livrée remarquable est inconnu, d'autant plus qu'elle ne se retrouve pas sur les autres continents.

Voix

Beaucoup d'espèces ont des voix puissantes dont la fonction est comparable à celle d'un chant (par exemple chez *Dryotriorchis*, *Urotriorchis*, etc...). Certaines vocalisations ressemblent à des duos entre membres d'un couple (*Micrastur*) ou maintiennent la cohésion de groupes sociaux (*Daptrius*) ou sont émises par les jeunes non indépendants pendant plusieurs mois après la sortie du nid. Plusieurs espèces crient souvent à l'aube ou au crépuscule, voire la nuit (*Micrastur*, *Accipiter tachiro*) et leur voix est très différente de celle des rapaces «classiques». Beaucoup d'aigles sont particulièrement bruyants lors de leurs parades au-dessus de la forêt (*Stephanoaetus*, *Spizaetus*), ce qui les aide probablement à maintenir de vastes territoires avec un minimum de dépenses énergétiques et à subsister malgré une distribution très sporadique. SMITH (1969) a même interprété les cris difficiles à localiser de *Micrastur mirandollei* comme un mode de chasse (attraction des passereaux autour du rapace caché qui peut les attaquer de plus près).

Comportement de chasse

Les extraordinaires adaptations antiprédateurs des organismes animaux en forêt tropicale ont modelé le comportement des rapaces qui chassent pour la plupart à l'affût, passant de longues périodes immobiles, difficiles à repérer, puis volent brièvement d'un arbre à l'autre sans bruit. La ténacité avec laquelle les Autours

et les Spizaètes poursuivent les oiseaux semble indiquer à quel point ils cherchent à profiter des rares occasions d'attaquer qui leur sont données. Peu d'espèces ont un mode de recherche actif tel *Micrastur semitorquatus* qui court parfois sur les branches et dans les fourrés (PEETERS, 1963; obs. pers.) ou *Hieraetus kienerii* et *Spizaetus africanus* qui poursuivent des oiseaux au-dessus et à l'intérieur de la canopée, au terme d'un piqué souvent spectaculaire.

Plusieurs *Micrastur* et *Accipiter* suivent à l'occasion des nappes de fourmis, se mêlant pacifiquement aux autres oiseaux. D'autres (*Harpagus bidentatus*) suivent également les troupes de singes pour capturer les insectes dérangés (FONTAINE, 1980; GREENLAW, 1967). Enfin le système social et les cris bruyants des Caracaras (*Daptrius*), uniques parmi les rapaces, permettent à plusieurs individus de partager un nid de guêpes trouvé par l'un d'eux (obs. pers.).

Taille des niches

Dans les communautés aussi riches en espèces que les forêts tropicales, on peut s'attendre à ce que la majorité des espèces soient étroitement spécialisées afin de réduire la compétition interspécifique tandis que quelques-unes peuvent avoir des niches plus largement chevauchantes sur les ressources les plus abondantes. En fait, en se basant seulement sur ce que l'on connaît des régimes alimentaires, la structure de ces peuplements semble plus complexe.

D'une part, les cas de spécialisations poussées sont fréquents et portent sur des proies qui ne sont pas spécialement abondantes ou répandues ni faciles à se procurer: chauves-souris (*Machuerhamplius*), poissons (*Ichthyophaga*), gastéropodes (*Chondrohierax*), nids de guêpes (*Daptrius*, *Pernis*), etc... La diversification des *Accipiter* et des *Micrastur* est donnée comme exemple de division d'un type de niche entre espèces sympatriques (BLACK et ROSS, 1970; BROSSET, 1973) bien qu'aucune étude n'ait prouvé qu'il en était bien ainsi. Les cas apparents de déplacements de taille dans ce groupe indiqueraient aussi l'importance de la compétition sur l'organisation des peuplements. Par exemple *Accipiter tachiro* est plus petit en Afrique occidentale (*macrosclides*) où il est le seul *Accipiter* de taille moyenne, qu'au Gabon (*tousseneli*) où il cohabite avec *A. castanilius* qui est à peu près de la taille de *macrosclides* (LOUETTE, 1974; obs. pers.). Le seul cas de spécialisation cité dans ce groupe est celui du petit *A. superciliosus* sur les colibris (STILES, 1978).

D'autre part, la difficulté de trouver et capturer des proies souvent rares, irrégulièrement distribuées, mimétiques, etc... conduit beaucoup d'espèces à un opportunisme nécessaire et à se rabattre sur des petits vertébrés, des invertébrés et même des fruits. Ainsi un *Accipiter tachiro* qui, entraîné, peut tuer des oiseaux plus gros que lui (BROSSET, 1969) capture en réalité dans la nature des grenouilles, petits rongeurs et insectes qu'il chasse à l'affût (THIOLLAY, 1978). J'ai vu aussi plusieurs espèces chasser aussi bien dans la haute canopée que près du sol (*Urotriorchis*, *A. tachiro*, *A. virgatus*, *Micrastur semitorquatus*).

Divisons les espèces (tableau 1) en fonction du nombre et de l'importance moyenne des 11 grands types de proies dans leur régime (d'après ALI et RIPLEY, 1978; BROWN et AMADON, 1968; THIOLLAY, 1978). Trois catégories de rapaces apparaissent alors: les spécialistes stricts (une classe de nourriture représente plus de 75 % du régime), les semi-spécialistes (50 % ou plus du régime formé par un même type de proies) et les généralistes (au moins 3 classes de proies constituant chacune 20 % ou plus du régime total). Or, le long des gradients envisagés le nombre de généralistes reste stable sur les trois continents (4 en Amérique, 1 en Afrique-Asie) et représente 8 à 18 % du peuplement. Les espèces les plus nombreuses (50 à 62 %) sont les semi-spécialistes (11 à 17 du nord au sud en Amérique, 5 à 7 dans l'Ancien Monde). Ils augmentent de 20 à 55 % en direction de l'équateur. Enfin 25 à 41 % des espèces sont des spécialistes stricts (7 à 12 en Amérique, 2 à 5 ailleurs) et leur nombre croît davantage (67 à 150 %) des hautes vers les basses latitudes que dans le groupe précédent.

Deux tendances évolutives semblent donc presque également favorisées en forêt tropicale: la spécialisation qui porte essentiellement sur des sources de nourriture très particulières et le généralisme, opportunisme nécessaire pour exploiter la majorité des proies dont la distribution et l'accessibilité semblent très irrégulières.

BIBLIOGRAPHIE

- *ALI (S.) et RIPLEY (S.D.), 1978. — Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 1. Oxford Univ. Press, Delhi.
- *ALVAREZ DEL TORO (M.), 1971. — Las aves de Chiapas. Gobierno del estado. Tuxtla Gutierrez.
— 1977. — Los Mamíferos de Chiapas. Univ. auton. Chiapas, Tuxtla Gutierrez.
- AMADON (D.), 1973. — Birds of the Congo and Amazon Forests: a comparison. pp. 267-277 in «Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review». MEGGERS (B.), AYENSU (E.) and DUCKWORTH (W.) (eds.), Smithsonian Inst. Press, Washington.
- *ANON 1980. — Liste des Vertébrés du bassin de l'Invidio (République Gabonaise). Unpubl. Rep. 42 p.
- *BANNERMAN (D.A.), 1953. — The birds of West and Equatorial Africa. Oliver & Boyd, London.
- **BARBOUR (T.), 1943. — Cuban ornithology. *Mem. Nuttall Orn. Club*.
- BLACK (R.A.) et ROSS (G.J.), 1970. — Aspects of adaptative radiation in Southern African Accipiters. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 8, 57-65.
- **BLAKE (E.R.), 1977. — Manual of Neotropical birds. Vol. I. Univ. Chicago Press, Chicago.
- **BOND (J.), 1971. — Birds of the West Indies. Collins, London.
- BROSSET (A.), 1969. — Comportement prédateur de l'Épervier tropical, *Accipiter tousseni*. *Biol. Gabonica*, V, 275-282.
— 1973. — Evolution des Accipiter forestiers de l'est du Gabon. *Alauda*, 41, 185-202.
- *BROWN (L.H.) et AMADON (D.), 1968. — Eagles, Hawks and Falcons of the world. Country life books.
- BURTON (P.J.), 1978. — The intertarsal joint of the Harrier Hawks, *Polyboroides* spp. and the Crane Hawk, *Geranospiza caerulescens*. *Ibis*, 120, 171-177.
- BUSBIRK (W.H.) et LECHNER (M.), 1978. — Frugivory by the Swallow tailed Kites in Costa Rica. *Auk*, 95, 767-768.
- **BUTLER (T.Y.), 1979. — The birds of Ecuador and the Galapagos archipelago. Ramphastos agency, Portsmouth.
- COOPER (J.E.), 1980. — Additional observations on the intertarsal joint of the African Harrier Hawk, *Polyboroides typus*. *Ibis*, 122, 94-98.
- **DEGMAN (H.G.), 1963. — Checklist of the Birds of Thailand. *US Nat. Mus. Bull.* 226. 263 p.
- DIAMOND (J.M.), 1975. — Assembly of species communities. pp. 342-444 in «Ecology and evolution of communities». M.L. CODY and J.M. DIAMOND (eds.), Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- *FLEMING (R.L. Sr.), FLEMING (R.L. Jr.) et BANGDEL (L.S.), 1979. — Birds of Nepal. Avalok Publ., Kathmandu.
- FONTAINE (R.), 1980. — Observations on the foraging association of Double toothed Kites and White faced Capuchin monkeys. *Auk*, 97, 94-98.
- *GLENISTER (A.G.), 1971. — The Birds of the Malay Peninsula, Singapore and Penang. Oxford Univ. Press, London.
- GREENLAW (J.S.), 1967. — Foraging behavior of Double toothed Kites in association with White faced Monkeys. *Auk*, 84, 596-597.
- HAFPER (J.), 1974. — Avian speciation in tropical South America. Nuttall Orn. Club, Cambridge, Mass.
- *HAVERSCHMIDT (F.), 1968. — Birds of Surinam. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- **HENRY (G.M.), 1971. — A guide to the birds of Ceylon. Oxford Univ. Press, London.
- HUSSON (A.M.), 1978. — The mammals of Surinam. E. J. Brill, Leiden.
- KEAST (A.), 1972. — Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America and Australia. pp. 594-622. *Proc. XV int. orn. Congr.*, The Hague.
- LEBRUN (J.), 1960. — Sur la richesse de la flore des divers territoires africains. *Ac. Roy. Sc. Outremer*, 4, 669-692.
- *LEKAGUL (B.) et CRONIN (E.W.), 1974. — Bird guide of Thailand. 2nd ed. Ass. for Cons. Wildlife, Bangkok.
- LOUETTE (M.), 1974. — Contribution to the ornithology of Liberia. Part 3. *Rev. Zool. Afr.*, 88, 741-742.
- MACARTHUR (R.H.), 1969. — Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 19-30.
— 1972. — Geographical ecology. Harper & Row, New York.
- *MACWORTH PRAEO (C.W.) et GRANT (C.H.), 1970. — Birds of West Central and Western Africa. Longman, London.
- MAYR (E.), 1969. — Bird speciation in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 1-17.
- **MAYR (E.) et COTTELL (G.W.) (eds.), 1979. — Checklist of the birds of the world. Vol. 1. 2nd ed. Mus. Comp. Zoology, Cambridge, Mass.
- *MEOWAY (M.) et WELLS (D.), 1976. — The birds of the Malay Peninsula. Vol. V. Witherby, London.

- **MEYER DE SCHAUENSEE (R.), 1966. — The species of birds of South America and their distribution. Livingstone Publ. Co., Narberth.
- *MILON (Ph.), PETER (J.J.) et RANDRIANASOLO (G.), 1973. — Faune de Madagascar. XXXV. Oiseaux. ORSTOM, Tananarive et CNRS, Paris.
- *MOREL (G.), 1972. — Liste commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie. ORSTOM, Dakar.
- ORLANS (G. H.), 1969. — The number of bird species in some tropical forests. *Ecology*, 50, 783-801.
- PEETERS (H. J.), 1963. — Einiges über den Waldfalken, *Micrastur semitorquatus*. *J. Orn.*, 104, 357-364.
- RICHARD (P. W.), 1952. — The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- RICKLEFS (R. E.), 1980. — Ecology. Nelson.
- **RIDGELY (R. S.), 1976. — A guide to the Birds of Panama. Princeton Univ. Press, Princeton.
- SIMBERLOFF (D.) et CONNOR (E. F.), 1981. — Missing species combinations. *Am. Nat.*, 118, 215-239.
- SMITH (N. G.), 1969. — Provoked release of mobbing. A hunting technique of *Micrastur Falcons*. *Ibis*, 111, 241-243.
- *SMYTHIES (B. E.), 1981. — The birds of Borneo. Sabah Society, Kota Kinabalu, and Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.
- STILES (F. G.), 1978. — Possible specialization for hummingbird hunting in the Tiny Hawk. *Auk*, 95, 550-553.
- THOLLAY (J. M.), 1975. — Les rapaces des Parcs Nationaux de Côte d'Ivoire. Analyses du peuplement. *ORFO*, 45, 241-257.
- 1978. — Les rapaces d'une zone de contact savane/forêt en Côte d'Ivoire: spécialisations alimentaires. *Alauda*, 46, 147-170.
- 1982. — Les rapaces diurnes du Parc National de Basse Casamance (Sénégal). Analyse et origines du peuplement. *Mém. IFAN*, 92, 207-210.
- 1982. — Evolution actuelle du peuplement de rapaces dans le nord de Borneo. *Alauda* (sous presse).
- THOLLAY (J. M.) et MEYBURG (B. U.), 1981. — Remarques sur l'organisation d'un peuplement insulaire de rapaces: Madagascar. *Alauda*, 49, 216-226.
- UNESCO, 1979. — Tropical forest ecosystems. State of knowledge report. UNESCO-UNEP-FAO, Paris.
- VANZOLINI (P. E.), 1973. — Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests pp. 255-258 in «Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review». B. J. MEGGERS, E. S. AYENSU and W. D. DUCKWORTH (eds.), Smithsonian Inst. Press, Washington.
- VOOUS (K. H.), 1969. — Predation potential in birds of prey from Surinam. *Ardea*, 57, 117-148.
- **WATTEL (J.), 1973. — Geographical differentiation in the Genus *Accipiter*. *Nuttall Orn. Club*, publ. n° 13, Cambridge, Mass.
- WILEY (J. W.) et WILEY (B. N.), 1981. — Breeding season, ecology and behavior of Ridgway's Hawk, *Buteo ridgwayi*. *Condor*, 83, 132-151.